植物分类学报 45 (1): 98–111(2007) doi:10.1360/aps050091
Acta Phytotaxonomica Sinica http://www.plantsystematics.com

中国蕨类植物细胞分类学研究概况

[1,2]王任翔 [1]陆树刚* [1,3]邓晰朝
[1](云南大学生态学与地植物学研究所 昆明 650091)
[2](广西师范大学生命科学学院 桂林 541004)
[3](河池学院 广西宜州 546300)

Cytotaxonomic studies of the Chinese pteridophytes: A review

[1,2]WANG Ren-Xiang [1]LU Shu-Gang* [1,3]DENG Xi-Chao
[1](*Institute of Ecology and Geobotany, Yunnan University*, Kunming 650091, China)
[2](*College of Life Sciences, Guangxi Normal University*, Guilin 541004, China)
[3](*Hechi University*, Yizhou, Guangxi 546300, China)

Abstract China has a rich pteridophyte flora, which is composed of 2600 species of 230 genera belonging to 63 families. Approximately 10% of the species are endemic. Previous studies have recorded chromosome numbers of 395 species from China. This number accounts for only 15% of the Chinese pteridophytes, 48% of which are polyploids. This paper reviews comprehensively the history and present status of cytotaxonomic study of the Chinese pteridophytes. The applications of chromosome numbers and basic numbers in pteridophyte systematics are reviewed in detail. The significance of karyotype analysis, polyploidy, apogamy, and reticulate evolution in pteridophytic classification, evolution, and phytogeography is also reviewed. The cytotaxonomic study of the Chinese pteridophytes in the past twenty years indicates that the data of chromosome numbers, basic numbers, karyotypes, aneuploids, ploidy levels, and reproductive modes are useful to understand origin, evolution, and speciation of this plant group, and are also important for discriminating species and species complexes. Finally, some directions for the future cytotaxonomic study of the Chinese pteridophytes are suggested.

Key words pteridophytes, cytotaxonomy, China.

摘要 中国蕨类植物类群十分丰富，由63科230属约2600种组成，其中约有10%的种类为中国特有。迄今为止，中国蕨类植物进行过染色体计数的种类约有395种，仅占中国蕨类植物总数的15%，其中48%为多倍体。本文对中国蕨类植物细胞分类学研究的历史和现状进行了综合评述。文中论述了蕨类植物染色体数目和染色体基数在系统学上的应用以及蕨类植物染色体组型分析、多倍化、无融合生殖、多倍体复合体及网状进化的研究概况。中国20多年的蕨类植物细胞分类学研究表明，蕨类植物的染色体数目、基数、组型分析、多倍化及其繁殖方式对蕨类植物的分类、起源和演化的研究都有重要作用，对种及种复合体的鉴定、科属的划分也有重要的参考价值。并对中国蕨类植物细胞分类学研究提出了一些建议。

关键词 蕨类植物；细胞分类学；中国

2005-06-16 收稿, 2006-11-26 修改稿。
基金项目：国家自然科学基金项目(30370116) (Supported by the National Natural Science Foundation of China, Grant No. 30370116)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: shuganglu@163.com)。

蕨类植物细胞分类学研究在上世纪50年代以前还几乎处于空白，对蕨类植物仅进行过约20种植物的染色体计数，且数目还不太可靠，多有错误。其原因之一是当时染色体计数从技术上来说主要是用石蜡切片的方法，由于蕨类植物的染色体数目一般都比较多，因此，此方法计数常不准确；二是当时的分类鉴定也常常不可靠，用于染色体计数的材料多数没有提及和保存凭证标本。直到1950年英国植物学家I. Manton在蕨类植物染色体研究的方法和技术上取得突破，首次应用醋酸洋红压片法对孢子母细胞内的(即在减数分裂时的)染色体进行染色制片，才保证了数据的正确性。Manton(1950)在她所著的《Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta》(蕨类植物的细胞学与进化问题)一书中，报道了主要产于欧洲的27属90种蕨类植物的细胞学证据，澄清了蕨类植物系统发育、演化上的一些问题。这对从事蕨类植物细胞学工作的研究人员鼓舞极大。从此以后，蕨类植物细胞分类学研究在全世界各大洲广泛开展。蕨类植物细胞分类学研究相对于种子植物来说虽然起步较晚，但发展却十分迅速。据Walker(1973)统计，在短短的20多年里，全世界做过染色体计数的蕨类植物就有2000多种，占蕨类植物总数的1/5，涉及的属约有200多个，约占总数的3/4，成为生物界中当时细胞学情况了解最清楚的一大类群。早期的蕨类植物细胞分类学研究大多集中在染色体计数上面(Manton & Sledge, 1954; Manton, 1959; Abraham et al., 1962; Kurita, 1966; Walker, 1966; Bir, 1973); 20世纪80年代以后，蕨类植物细胞分类学研究向广度和深度发展，具有以下特点：(1)由单一的染色体计数转向对种的复合体、杂种的染色体组成来源、多倍体、非整倍体及无融合生殖进行综合研究(Gastony & Gottlieb, 1985; Takamiya et al., 1992; Roux, 1997; Watano & Iwatsuki, 1988; Suzuki & Iwatsuki, 1990; Rumsey et al., 2004); (2)由零散的染色体计数转向对一个地区或一个区系全部类群的系统的细胞学和细胞地理学研究，或对某一科属或一些重点、难点、疑难类群进行综合研究(Ohta & Takamiya, 1999; Takamiya et al., 1999, 2000; Takamiya & Ohta, 2001; Tindale & Roy, 2002; Nakato & Yamaoka, 2003; Windham, 2003); (3)由研究学科单一、方法简单转向与其他学科结合进行综合研究，尤其是与等位酶技术以及RAPD分析、RFLP分析、*rbc*L序列分析等分子生物学技术相结合，研究结果相互验证，效果明显(Murakami, 1995; Kurihara et al., 1996; Lin et al., 1996; Schneller et al., 1998; Sano et al., 2000)。如Manton(1950)发现了行无融合生殖种欧洲凤尾蕨*Pteris cretica* L.的二倍体($2n$=58)、三倍体($2n$=87)和四倍体($2n$=116) 3种细胞型；Murakami和Iwatsuki(1990)用细胞学结合等位酶技术对它们进行进一步研究，结果阐明了无融合三倍体是无融合二倍体种欧洲凤尾蕨与有性二倍体种城户凤尾蕨*P. kidoi* Kurata回交的结果。又如Mitui等(1989)通过对*Asplenium* sect. *Hymenasplenium* (Hayata) Iwatsuki (Aspleniaceae)类群的细胞学和分类学的系统研究，发现铁角蕨属中除sect. *Hymenasplenium*类群的染色体基数为x=39外，其余类群的染色体基数都为x=36；因此，他们认为应把sect. *Hymenasplenium*类群从铁角蕨属中独立出来，承认膜叶铁角蕨属*Hymenasplenium* Hayata，这一划分得到了形态学、解剖学、植物化学和分子证据RFLP分析、*rbc*L序列分析以及细胞学证据的进一步支持(Murakami, 1995; Cheng & Murakami, 1998)。

近年来，蕨类植物染色体形态和结构变异的研究有了较大的进展，如利用荧光原位杂交技术(FISH)研究核仁组织区45S rDNA基因在蕨类植物染色体组上的数量及其分布，

用银染技术检测核仁以及用CMA/DA/DAP1多色荧光原位杂交检测技术对蕨类植物染色体组进行研究等。这些技术对物种间的亲缘关系的研究、种的复合体、杂种的形成、多倍体的形成、非整倍体的染色体结构变异及其染色体组成来源的识别比传统的染色体研究技术更加准确有效(Kawakami et al., 1999; Mcgrath & Hickok, 1999; Marcon et al., 2003, 2005)。

我国蕨类植物类群十分丰富，由63科230属约2600种组成，其中还有许多特有类群(陆树刚，2004)。我国台湾地区的蕨类植物细胞分类学工作在上世纪60年代末就开始了(Chen，1969)，但在我国大陆地区，直到上世纪80年代初才由中国科学院植物研究所王中仁等率先开展了这方面的工作(王中仁，张志宪，1981)，与国外相比落后了30多年。上世纪80年代至90年代初是我国蕨类植物细胞分类学研究的高潮时期，这时期发表的论文占我国蕨类植物细胞分类学论文的90%以上；不仅从国外引进了Manton(1950)的《Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta》和Löve和Löve(1977)的《Cytotaxonomical Atlas of the Pteridophyta》等重要专著，而且国内也出版了洪德元(1990)的《植物细胞分类学》；还发表了一些蕨类植物细胞分类学方面的评述，如吴兆洪(1984)的《蕨类植物细胞学概说》、王中仁(1984)的《蕨类植物分类和进化研究的细胞遗传学途径》；徐炳声等则陆续发表了3篇“中国文献报道的植物染色体数目索引”系列文章(徐炳声，黄少甫, 1985; 徐炳声，杨涤清, 1988; 徐炳声, 1989)；此外，在Manton(1950)方法的基础上，王中仁和张志宪(1981)又提出了孢子囊“二次压片法”。这些文献极大地促进了我国蕨类植物细胞分类学研究的发展。本文就近20多年来我国蕨类植物细胞分类学的研究现状做一简要评述。

1 蕨类植物染色体数目的研究

1.1 蕨类植物染色体数目的计数

Tsai和Shieh(1983)对我国台湾地区的蕨类植物染色体计数做了大量工作。我国大陆地区的蕨类植物染色体计数工作则是从1981年才陆续开展起来(裘佩熹，1981；王中仁，张志宪, 1981；王中仁, 1982, 1985, 1986, 1987, 1989a, b；王中仁，孙敬三, 1982；王中仁，夏群, 1984；王中仁等, 1984; Ma, 1985；翁若芬, 1985a, b, 1990；翁若芬，裘树平, 1988; Weng, 1989a, b; Li, 1988; Lin & Sleep, 1988；王景佑，姚世鸿, 1997; Cheng & Murakami, 1998；何子灿等, 2002；刘星等, 2002；卢金梅，成晓, 2003; Wang et al., 2003；何子灿等, 2006; Lu et al., 2006; Xiang et al., 2006)。值得一提的是，许多国外学者从上世纪60年代就开始对产于我国的蕨类植物进行染色体的计数工作(Gibby, 1965; Roy & Holttum, 1965; Roy & Manton, 1965; Stergianou & Fowler, 1990; Kato et al., 1992; Nakato et al., 1995; Lin & Iwatsuki, 1996; Kato & Nakato, 1999; Lin et al., 2002)。据本文第一作者统计，迄今为止发表的有关我国蕨类植物细胞分类学的研究论文约45篇(含国外学者)，涉及45科120属395种左右，占我国蕨类植物区系63科的71%，230属的52%和约2600种的15%，与世界平均水平相比差距还很大。日本所做的工作远远多于我国，据Takamiya(1996)统计，日本共进行了596种蕨类植物的染色体计数工作，占总数973种的61%。我国的蕨类植物染色体计数不仅在数量上仍落后，在不同科属及地理分布上也有很大的不平衡性。染色体计数

工作主要集中在鳞毛蕨科Dryopteridaceae、铁角蕨属*Asplenium* L.、金星蕨属*Parathelypteris* (H. Ito) Ching、毛蕨属*Cyclosorus* Link、沼泽蕨属*Thelypteris* Schmidel、蹄盖蕨科Athyriaceae、铁线蕨科Adiantaceae、凤尾蕨科Pteridaceae、岩蕨科Woodsiaceae和观音座莲属*Angiopteris* Hoffm.等10个科属中，而其余科属的研究则几乎为空白状态。就地区而言，染色体计数主要涉及四川、云南、江苏、浙江、台湾、海南和上海等地。

从染色体数目看，蕨类植物大致可有如下3类：(1)整个属的染色体数目基本恒定，如观音座莲属的种都为$2n=80$(Li, 1988)；但是, Lin等(1996)报道在我国云南勐腊县勐伦发现*Angiopteris* sp. $2n=120$有$3x$，说明可能有$4x$存在。尽管它的减数分裂行为及繁殖方式有待进一步研究，但这一发现预示着多倍体可能在观音座莲类植物的分化中也起重要作用。(2)染色体数目在一个类群中相差很大，但它们有一个共同的基数，如凤尾蕨属*Pteris* L. $x=29$, $2n=58(2x)$、$87(3x)$、$116(4x)$；铁角蕨属$x=36$, $2n=72(2x)$、$108(3x)$、$144(4x)$、$216(6x)$、$288(8x)$。这些属中明显存在多倍性系列。(3)在一个类群中有2个以上不同的基数，如粉背蕨属*Aleuritopteris* Fee $2n=58(x=29)$、$60(x=30)$，碎米蕨属*Cheilanthes* Trev. $x=27$、28、29和30；这明显为非整倍体系列。我国蕨类植物尚未有人报道B染色体的存在。

1.2　蕨类植物染色体数目在系统学上的价值

染色体数目在确定一个科属是单系发生还是多系发生上具有重要意义，它可作为科属系统位置的重要证据之一。Walker(1979)通过对凤尾蕨科的细胞学研究后认为Copeland (1947)所划分的凤尾蕨科在细胞学上是多系类群，已将其划分成碗蕨科Dennstaedtiaceae、肿足蕨科Hypodematiaceae和凤尾蕨科。王中仁(1997)根据蹄盖蕨科不同属中出现的3个不同的染色体基数($x=40$、41和42)与形态特征之间的相关性，按染色体基数的不同把该科划分为蹄盖蕨亚科Athyrioideae ($x=40$)、双盖蕨亚科Diplazioideae ($x=41$)和冷蕨亚科Cystopterioideae ($x=42$)，较好地解决了蹄盖蕨科科下等级的分类问题。秦仁昌(1978)建立的膀胱蕨属*Protowoodsia* Ching也是以染色体数目为主要依据从岩蕨属*Woodsia* R.Br.中独立出来的。王中仁(1987)发现扁苞蕗蕨*Mecodium paniculiflorum* (Presl) Copel.的染色体数目$n=26$，从染色体数目的证据上进一步证明了蕗蕨属*Mecodium* (Copel.) Presl ex Copel.、膜蕨属*Hymenophyllum* Smith和厚壁蕨属*Meringium* Presl这3个属之间存在着密切的亲缘关系。雨蕨属*Gymnogrammitis* Griff.早期曾被安排在骨碎补科Davalliaceae，但Kato等(1992)对我国云南产雨蕨*G. dareiformis* (Hook.) Ching ex Tard.-Blot. & C. Chr.进行研究后发现其染色体基数$x=36$，而骨碎补科其余属的染色体基数为$x=40$、41，因此，支持秦仁昌(1966)把它从骨碎补科中独立出来设立单科单属的决定。玉龙蕨属*Sorolepidium* Christ emend. Ching曾被作为耳蕨属*Polystichum* Roth.的一个组(Tagawa, 1940)，Kato等(1992)发现我国云南产的玉龙蕨*S. glaciale* Christ的染色体基数为$x=35$，而耳蕨属以及鳞毛蕨科其余类群的染色体基数为$x=41$，因此，他们支持秦仁昌(1978)建立玉龙蕨属的处理。

染色体数目在种的分类上也有重要价值。王中仁(1987)通过对扁苞蕗蕨、长柄蕗蕨*Mecodium osmundoides* (v. d. Bosch.) Ching和多花蕗蕨*M. polyanthos* (Sw.) Copel.的染色体数目和形态性状的比较研究，支持秦仁昌(1959)将它们处理为不同的种的观点。侯鑫和王中仁(2000)对中国产铁角蕨*Asplenium trichomanes* L.的种下分类进行了研究，根据染色体数目和其他学科的证据，重新处理了中国产铁角蕨的种下分类，将其划分为4个亚种和1

个变种。Wang等(2003)将细胞学研究和等位酶分析的方法结合起来，对华中铁角蕨复合体*Asplenium sarelii* complex中的一些种进行了重新处理，把以往文献中所谓的四倍体“华中铁角蕨”定为新种武当铁角蕨*A. wudangense* Z. R. Wang & X. Hou；把原处理为云南铁角蕨*A. yunnanense* Franch. (四倍体)异名的泸山铁角蕨*A . lushanense* C. Chr. (二倍体)的种的地位予以恢复。

将染色体数目和地理分布资料相结合，对于分析和推断某一类群的起源中心及其分布规律有重要作用。王中仁(1989a)对形态看来一致的广布种蜈蚣草*Pteris vittata* L.进行了细胞学研究，认为它是一个种复合体，在中国至少有4个细胞型，其中有性生殖的二倍体细胞型在我国亚热带地区广泛分布，据此，他认为该地区是蜈蚣草复合体的起源和分化中心。李春香等(2004)用叶绿体DNA *trn*L-F基因间区序列分析了中国凤尾蕨属的种系发生，认为凤尾蕨属植物起源于中国，分子生物学证据和细胞学证据相吻合。姬蕨*Hypolepis punctata* (Thunb.) Mett. ex Kuhn广布于热带亚洲、大洋洲和热带美洲，在我国习见于华东、华南和西南地区。Tsai和Shieh(1983)发现在我国该种产自台湾的材料为n=52，Mehra和Verma(1960)以及和Roy等(1971)发现该种产自印度北部、新西兰、日本和尼泊尔的材料为n=104；对于产于我国大陆的姬蕨材料，王中仁等(1984)发现四川的材料为2n=208(4x)，Kato等(1992)发现云南昆明的材料为2n=c. 200(4x)，Lin等(1996)发现云南西双版纳的材料为2n=116(2x)。因此该种在我国西南地区出现了3种细胞型，这从细胞学的角度显示该地区可能是姬蕨的起源和分化中心。Mitsuta(1986)发现产于中国云南的大叶贯众*Cyrtomium macrophyllum* (Makino) Tagawa和阔羽贯众*C. yamamotoi* Tagawa具有有性繁殖和无性孢子繁殖(agamosporus)两种繁殖方式，而日本产的仅有无性孢子繁殖方式，Kato等(1992)认为这显示中国西南地区可能是东亚贯众属*Cyrtomium* Presl的起源和演化中心。贯众*C. fortunei* J. Sm.在日本只发现有无融合三倍体，在中国则发现有有性四倍体、无融合三倍体(Weng & Chiu, 1988; Weng, 1990; Kato et al., 1992)，在中国江苏又发现有性二倍体(Nakato et al., 1995)；Nakato等(1995)认为日本的无融合三倍体贯众是由中国的有性二倍体通过多倍化和无融合生殖方式形成再扩展到日本的。Murakami(1995)对膜叶铁角蕨属植物进行了研究，认为中国云南产的行有性生殖的*H. hondoense* (N. Murak. & Hatan.) Nakaike、*H. apogamum* (N. Murak. & Hatan.) Nakaike和*H. cheilosorum* Kunze & Mett.是其他地区行无融合生殖的祖先。Cheng和Murakami(1998)对我国云南西双版纳产的膜叶铁角蕨属的7个种进行了细胞分类学研究，发现该属存在着复杂的种间变异，既有有性生殖的二倍体种和四倍体种，也有无融合生殖的三倍体种，其中两个广布种*H. apogamum*和*H. cheilosorum*在日本、中国台湾、越南、泰国、印度和斯里兰卡等地区只发现有无融合生殖方式，而在中国的云南西双版纳地区发现了有性生殖方式，因此认为西双版纳是该属的起源和多样性中心。单叶新月蕨*Abacopteris simplex* (Hook.) Ching在中南半岛、琉球群岛、我国华南地区及台湾岛均有分布，细胞学研究显示它有3种细胞型，即来自日本的材料2n=108(3x)(Nakato, 1987)、来自我国台湾岛的材料2n=144(4x)(Tsai & Shieh, 1983)和来自我国华南地区海南岛的材料2n=72(2x)(Kato & Nakato, 1999)；这一方面说明单叶新月蕨分化活跃，另一方面，由于多倍体是不可逆的，说明产二倍体的我国海南岛可能是单叶新月蕨的起源中心。

Kato等(1992)在对我国云南15科44属约90种蕨类植物进行细胞分类学的研究后认为，日本、喜马拉雅山脉和中国云南三地在生物地理上密切相关。

由于蕨类植物染色体小，数目较多，目前，染色体数目在科属间的差异只看作是可以利用的分类学性状而已，还未像在种子植物中那样把染色体数目广泛应用在进化和系统发育研究上。由于染色体数目在演化过程中通过许多不同途径而发生变化，因此，在运用染色体数目区分类群时，只有在较狭窄的、有限的范围内作比较，并与其他科属及不同学科做综合分析，才会有效。

2　蕨类植物染色体基数的研究

染色体基数及其变异是阐明属、科以及更高分类群的亲缘关系及演化路线的最有价值的一个证据，在属下等级也是鉴别异源多倍体、非整倍体变异、B染色体以及某些杂种的可靠证据。目前，确定蕨类植物染色体基数的方法有3种：第1种方法是按照最小公约数原则估计，推测基数。此方法得到的基数可能现在存在，但尚未发现；也可能是古多倍体；也许此基数根本就不存在。第2种方法是核型分析方法。由于蕨类植物的染色体小，数目又多且形态相似，因此，核型分析方法在目前困难较大，进展不大。第3种方法是把一个属中已确定的最低单倍数目作为该属的基数，但这样确定的基数可能因更低数目的发现而修改。例如，我国学者翁若芬和裘树平(1988)发现产于我国浙江杭州的狗脊蕨 *Woodwardia japonica* (L. f.) Sm. n=17，从而认为狗脊属*Woodwardia* Sm.的基数应该为x=17，而非Mitui(1975)报道的x=34。目前，染色体基数确定的方法大多采用第3种方法。

染色体基数的确定对倍数的认定和类群的演化分析都具有重要意义。Takamiya等(1992)在研究狗脊属后认为翁若芬和裘树平(1988)发现的n=17的价值在于此数目是乌毛蕨科Blechnaceae也是同孢真蕨中最小的；因此，染色体数目大的类群可能是n=17通过多倍化而来的；狗脊属所有种的多倍性水平应重新认定，那些具n=34的过去认定为二倍体的植物应认定为四倍体。蕨类植物(主要指同孢真蕨类)染色体数目的一个显著特点是高染色体基数，平均染色体基数达37.5(异孢真蕨类x=12.7，有花植物x=16.0)。Wagner和Wagner(1980)认为多倍化导致了高染色体基数，同孢真蕨类是古多倍体，但Soltis和Soltis(1989)认为这一观点在等位酶上找不到证据支持。我国浙江杭州的狗脊蕨n=17材料的发现对同孢真蕨类高数目染色体的形成及古多倍化的研究都具有特别重要的意义。

在蕨类植物中，除含有同一染色体基数的属外，含有多基数的属也不少。对于多基数的属来说，确定原始基数和次生基数以及判断其为上升性变异还是下降性变异对于了解物种之间的亲缘关系是极为重要的。对原始基数的确定难度较大，也许是由于核型分析困难，目前，我国尚未有这方面的报道。

3　蕨类植物染色体组型分析

染色体组型分析不仅可为细胞分类学提供更多的信息，而且对了解异源多倍体及其祖先物种所发生的变异，对认识物种的演化过程都是有帮助的，可为找出组成异源多倍

体的二倍体亲本物种提供重要线索，是染色体基数确定最有效的手段之一。由于大多数蕨类植物尤其是同孢真蕨类的染色体小、数目又多、形态相似且制片难度较大，因此蕨类植物染色体组型的报道极少。我国目前尚未有较好的同孢真蕨类染色体组型的报道。日本学者Tatuno和Yashida(1967)与Tatuno和Kawakami(1969)对紫萁科Osmundaceae和铁角蕨科的一些种类进行了染色体组型分析，认为紫萁属*Osmunda* L.和铁角蕨属的染色体基数应分别从22、36降为11和12。Takei(1969)对水龙骨科Polypodiaceae 4个种进行了染色体数目分析，染色体数都为$2n$=72，对其中的3个种进行了染色体组型分析，认为它们的染色体基数应为x=12，为六倍体。他们的研究结果证明了一些学者认为的现代蕨类的高染色体数目是来自远古具低基数的祖先，即由古多倍化而来。由于技术及分析方法上的可靠性受到怀疑，他们的结论还未被普遍接受。但是，只要改进制片方法和技术，对蕨类植物染色体进行更加细致的形态学研究将是今后蕨类植物细胞分类学研究的一个重要方面。

4 多倍化、无融合生殖、多倍体复合体及网状进化

多倍化是物种起源和多样性形成的重要方式。不同物种的杂交和随后的多倍化或无融合生殖不仅导致了蕨类植物中异常复杂的多倍体复合体和网状进化，也使种与种之间的界限变得模糊不清，使分类和系统学研究十分棘手和困难。在生物界，蕨类植物的多倍体比例是最高的。据笔者统计，在我国已进行过染色体计数的蕨类植物中约48%的种是多倍体(日本的约为54%)，其中57%是四倍体, 36%是三倍体, 7%是六倍体和八倍体。染色体计数是判断多倍体最有效的方法，但近年来，对取材和制片困难的种，也可以通过测量蜡叶标本上孢子的大小、纹饰和能育程度来确定倍性(侯鑫，王中仁，2000)。王中仁(1989a)对主产于我国的10种凤尾蕨属植物进行了染色体计数，结果发现其中有8种是多倍体，这表明多倍化在蕨类植物进化及物种多样性形成中具有特别重要的意义。

减数分裂同源染色体配对行为的分析对同源多倍体和异源多倍体的起源，对澄清一个多倍体内所涉及的物种之间的亲缘关系以及对染色体的易位、倒位、重复或缺失等染色体的结构变异的研究都具有重要价值。Manton(1950)主要就是通过观察孢子母细胞染色体在减数分裂中期配对的行为来研究蕨类植物之间的亲缘关系。马义伦(1987)对我国产的岩蕨科植物的多倍化和种系发生进行了较深入的探讨。例如，滇蕨*Cheilanthopsis indusiosa* (Christ) Ching为四倍体，行正常减数分裂，在减数分裂中期I可见染色体聚集成两堆，一堆41条，另一堆33条，这与长叶岩蕨*Woodsia elongate* Hook的n=41和膀胱蕨*Protowoodsia manchuriensis* (Hook.) Ching的n=33一样，再根据它在形态上具有长叶岩蕨和膀胱蕨的中间性状，认为滇蕨可能是属间杂交起源的、以长叶岩蕨和膀胱蕨为双亲的能育的异源四倍体。它的双亲现已发现二倍体和四倍体，可能有两种形成途经：二倍体杂交再加倍，或是四倍体直接杂交。同样，心岩蕨*Woodsia subcordata* Turcz.可能是以耳羽岩蕨*W. polystichoides* Eat.和岩蕨*W. ilvensis* (L.) R. Br.为双亲的能育的异源双二倍体；蜘蛛岩蕨*W. andersonii* (Bedd.) Christ可能是来自甘南岩蕨*W. macrospora* C. Chr. & Maxon和毛盖岩蕨*W. lanosa* Hook.的异源多倍体。但上述分析与推断还需人工杂交实验的进一步

证实。Lin和Sleep(1988)用杂交手段，观察孢子母细胞染色体配对行为，得出北京铁角蕨*Asplenium pekinense* Hance为同源四倍体的结论，并估计存在一个二倍体北京铁角蕨。

但是，自Riley(1960)证明了小麦中染色体的配对受位于5B染色体上的单个基因控制以后，传统的用减数分裂染色体配对的程度来作为物种亲缘关系判断指标的方法受到挑战。此外，非同源染色体片段之间、由染色体结构变异引起的非同源染色体片段之间、双二倍体的同源染色体之间、多倍体两组亲本染色体的同源染色体之间以及多倍体二倍化后的非同源染色体片段之间等都有可能配对。为防止掉入陷阱，在观察和判断时，必须具体问题具体分析，审慎下结论。

细胞分类学在鉴别多倍体复合体方面具有独特的作用，通过细胞遗传学和物种生物学方法可以查明组成复合体的姐妹种之间的种系发生关系。由于多倍化是不可逆的，因此，多倍体复合体研究对于分析进化、系统发育和植物地理问题具有特别价值。在欧洲，两个复合体研究的杰出工作值得一提：一个是Lovis(1977)对小刺鳞毛蕨复合体*Dryopteris spinulosa* complex的亲缘关系进行了非常深入的研究，他揭示了欧洲、北美等产地该复合体从2*x*到6*x*各成员间复杂的网络亲缘关系；另一个是Walker(1979)对欧洲铁角蕨属的一些二倍体和四倍体的亲缘关系进行的研究，并做出了20个种的复合体网络关系图。在我国，王中仁(1985，1989a)在这方面做了很好的研究。例如，秦仁昌(1938)依据外部形态学的特征，发表了金冠鳞毛蕨*Dryopteris chrysocoma* (Christ) C. Chr.的4个变种，王中仁(1985)通过对主产于我国云南的金冠鳞毛蕨进行细胞学研究后，发现了3个和金冠鳞毛蕨非常近缘的新细胞型：1个四倍体、1个二倍体和1个天然三倍体杂种，这就从细胞学上证明了以往所认为的“金冠鳞毛蕨”在其分布区并不是一个单一的二倍体种，而是一个由二倍体、三倍体和四倍体组成的复合体。王中仁(1989a)对主产于我国的10种凤尾蕨属植物进行了细胞学研究，认为其中6种实际上是种复合体，广布于世界的蜈蚣草实际上是一个种复合体，以往把它处理为单型种是不妥的。

蕨类植物的染色体数目及细胞遗传学行为与其繁殖方式密切相关。蕨类植物有3种有性繁殖方式(Klekowski，1969，1979；Lloyd，1974；王中仁，1984)：(1)配子体内自交(intragametophytic selfing)；(2)配子体间自交(intergametophytic selfing)；(3)配子体间异交(intergametophytic crossing)。此外，蕨类植物还有无融合孢子繁殖或无融合生殖(agamospory, apogamy, apomixis)。同一种蕨类植物繁殖方式有专营有性繁殖的，有专营无融合生殖的；也有兼性的，即两种繁殖方式都有。因此，蕨类植物繁殖方式异常复杂。无融合生殖孢子的染色体数目与原孢子体的染色体数目相同，且其产生的新个体的遗传结构也与原孢子体的一样。一般来说，有性真蕨和无融合生殖的真蕨可以从减数分裂的结果来判断，前者减数分裂的结果产生64个单倍性孢子，后者则产生32个二倍性的孢子(Manton, 1950; Lovis, 1977; Walker, 1979)。不过，近年研究结果表明，这条规则对某些蕨类无效。Lin等(1990, 1996)发现一些蕨类产32个孢子也行正常的有性生殖；王中仁(1987)还发现扁苞蕗蕨和长柄蕗蕨的孢原细胞经过5次有丝分裂，产生32个孢子母细胞后再行减数分裂，既不产生64个孢子也不产生32个孢子，而是产生128个大小一致的能育的孢子。这暗示蕨类植物的孢子发生情况远比我们想象的要复杂得多，同时也提醒我们在依据每个孢子囊的产孢情况来推断它们是有性生殖还是无融合生殖时要特别小心。据笔者

统计，我国已进行过染色体计数的蕨类植物中无融合生殖占12%，包括二倍体、三倍体和四倍体；但主要为三倍体，约占73%。无融合生殖不仅会给有性生殖的种类增加生存和适应能力，也会给不育的杂种或突变体得以生存的机会，因此它在蕨类植物的进化中具有独特的作用。它不仅能把杂种顺利地保存下来，而且由于它的繁殖不依靠水，在较干旱的地区也能繁衍后代，因此，它的扩散、分布也更广泛。而有性真蕨的生存范围受到水的严格限制。Kato等(1992)和Lin等(1996)报道，欧洲凤尾蕨的有性二倍体种仅分布在我国云南的西北部，而它的无融合生殖的二倍体和三倍体种则广泛分布，在日本只有无融合生殖的二倍体和三倍体分布。它一方面说明无融合生殖的比有性生殖的分布更广，另一方面显示欧洲凤尾蕨可能起源我国云南的西北部。

网状进化(reticulate evolution)在许多蕨类植物进化中存在，它使得种与种之间的界限模糊，性状重叠，给分类带来极大困难。多倍化和无融合生殖在网状进化中起重要作用。最著名的网状进化的例子是Wagner(1954)在Appalachian山发现的铁角蕨复合体*Asplenium trichomanes* complex，此复合体最初是由3个或3个以上的有性二倍体相互杂交并多倍化形成四倍体，然后四倍体和四倍体、四倍体和二倍体又相互杂交或回交形成各种组合的异源四倍体和三倍体杂种，这些多倍体进行无融合生殖或相互之间又进行新一轮的杂交，最后形成错综复杂的复合体网络关系。Wang等(2003)用细胞学结合等位酶的方法对华中铁角蕨复合体的生物系统学进行了深入研究，认为3个基本的二倍体祖先种形成了共13个成员组成的华中铁角蕨复合体，并揭示了该复合体13个组成成员之间在网状进化中的错综复杂关系。要说明网状进化需要足够充分的细胞遗传学资料，我国目前这方面的工作开展很少。

5 研究展望

我国20多年的蕨类植物细胞分类学研究表明，细胞分类学对蕨类植物的起源、演化及进化水平的研究都有重要作用，对种及种复合体的鉴定、科属的划分也有重要的参考价值。中国蕨类植物的细胞分类学研究虽然取得了许多成果，但与欧美及亚洲的日本、印度等国相比，差距还比较大。在我国，单纯的染色体数目的报道比较多，但全面、系统的细胞分类学研究的报道比较少。为进一步提高我国蕨类植物细胞分类学研究水平，今后的研究重点应放在以下几个方面：(1)查漏补缺，继续进行空白类群的染色体数目计数的基础性工作；(2)对在系统演化上占重要地位的类群，一些争议较多的类群，位于我国的起源中心、分布中心的类群，或我国的特有科属等进行系统深入研究；(3)加强一个地区的全部种类的细胞学及细胞地理学研究，它可以更好地探讨该区系与邻近区系的关系以及各类群的分布和起源的规律；(4)改进制片方法，提高制片技术，尽可能地进行染色体组型分析，它是确定染色体基数和研究进化的重要手段；(5)将细胞学性状同形态特征、生态环境、生长习性及地理分布结合起来研究，同时，借助等位酶分析以及分子系统学方法对蕨类植物进行综合研究。

总之，随着我国蕨类植物染色体数目、组型、多倍化、无融合生殖、多倍体复合体及网状进化等方面的资料的逐渐积累，蕨类植物细胞分类学的研究在解决类群的分类、

起源、演化等方面的问题时将发挥更大的作用。

致谢 本文承蒙李建伟博士(Dr. Jianwei (Jerry) LI in Institute for Genomic Research at Rockville, Maryland, USA)修改英文摘要，云南大学朱维明教授提供部分文献资料，谨表谢忱。

参 考 文 献

Abraham A, Ninan C A, Matthew P M. 1962. Studies on the cytology and phylogeny of pteridophytes. VII. Observations on one hundred species of South Indian ferns. Journal of Indian Botanical Society 41: 339–421.

Bir S S. 1973. Cytology of Indian Pteridophytes. Glimpses in Plant Research 1: 28–119.

Chen T-F. 1969. Chromosome studies on Formosan ferns. Quarterly Journal of Chinese Forestry 2: 85–89.

Cheng X, Murakami N. 1998. Cytotaxonomic study of genus *Hymenasplenium* (Aspleniaceae) in Xishuangbanna, southwestern China. Journal of Plant Research 111: 495–500.

Ching R-C. 1938. A revision of the Chinese and Sikkim-Himalayan *Dryopteris* with reference to some species from neighbouring regions. Bulletin of the Fan Memorial Institute of Biology 8: 363–507.

Ching R-C (秦仁昌). 1959. Hymenophyllaceae. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志). Beijing: Science Press. 2: 66–72.

Ching R-C (秦仁昌). 1966. Gymnogrammitidaceae Ching, a new fern family. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 11: 11–16.

Ching R-C (秦仁昌). 1978. The Chinese fern families and genera: systematic arrangement and historical origin. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 16 (3): 1–19.

Chiu P-S (裘佩熹). 1981. Observations on the chromosome numbers of Chinese ferns. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 19: 451–455.

Copeland E B. 1947. Genera Filicum. Waltham, Massachusetts: Chronica Botanica Co. 87–132.

Gastony G J, Gottlieb L D. 1985. Genetic variation in the homosporous fern *Pellaea andromedifolia*. American Journal of Botany 72: 257–267.

Gibby M. 1985. Cytological observations on Indian subcontinent and Chinese *Dryopteris* and *Polystichum* (Pteridophyta: Dryopteridaceae). Bulletin of the British Museum (Natural History), Botany Series 14: 1–42.

He Z-C (何子灿), Cai Q (蔡清), Liu H-T (刘宏涛). 2002. Chromosome number of *Isoetes sinensis* Palmer, a rare and endangered pteridophyta plant. Journal of Wuhan Botanical Research (武汉植物研究) 20: 241–242.

He Z-C (何子灿), Li Y (李勇), Yan B (闫斌), Zheng M (郑苗), Zhang S-Z (张寿洲). 2006. Karyotype analysis of five species in *Osmunda* (Osmundaceae). Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 44: 617–626.

Hong D-Y (洪德元). 1990. Plant Cytotaxonomy (植物细胞分类学). Beijing: Science Press. 273–294.

Hou X (侯鑫), Wang Z-R (王中仁). 2000. A subspecific taxonomic study on *Asplenium trichomanes* L. from China. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 38: 242–255.

Hsu P-S (徐炳声). 1989. Index to plant chromosome numbers reported in Chinese literature III. Investigatio et Studium Naturae (考察与研究) 9: 6–8.

Hsu P-S (徐炳声), Huang S-P (黄少甫). 1985. Index to plant chromosome numbers reported in Chinese literature. Investigatio et Studium Naturae (考察与研究) 5: 1–15.

Hsu P-S (徐炳声), Yang D-Q (杨涤清). 1988. Index to plant chromosome numbers reported in Chinese literature II. Investigatio et Studium Naturae (考察与研究) 8: 1–21.

Kato M, Nakato N. 1999. A cytotaxonomic study of Hainan (S. China) pteridophytes, with notes on polyploidy and apogamy of Chinese species. In: Zhang X C, Shing K H eds. Ching Memorial Volume. Beijing: China Forestry Publishing House. 1–19.

Kato M, Nakato N, Cheng X. 1992. A cytotaxonomic study of ferns of Yunnan, southwestern China. The Botanical Magazine (Tokyo) 105: 105–124.

Kawakami S M, Kondo K, Kawakami S. 1999. Analysis of nucleolar organizer constitution by fluorescent *in situ* hybridization (FISH) in diploid and artificially produced haploid sporophytes of the fern *Osmunda*

japonica (Osmundaceae). Plant Systematics and Evolution 216: 325–331.

Klekowski E J. 1969. Reproduction biology of the Pteridophyta II. Theoretical considerations. Biological Journal of the Linnean Society 62: 347–359.

Klekowski E J. 1979. The genetics and reproductive biology of ferns. In: Dyer A F ed. The Experimental Biology of Ferns. London: Academic Press. 61–97.

Kurihara T, Watano Y, Shimizu T. 1966. Electrophoretic and cytological evidence for genetic heterogeneity and the hybrid origin of *Athyrium oblitescens.* Journal of Plant Research 109: 29–36.

Kurita S. 1966. Chromosome numbers of some Japanese ferns. The Journal of Japanese Botany 14: 173–180.

Li C X, Lu S G, Yang Q. 2004. Phylogenetics of *Pteris* (Pteridaceae) from China based on the chloroplast *trn*L-F intergenic space sequences. Journal of Genetics and Molecular Biology 15: 58–63.

Li J W. 1988. Chromosome numbers of some species in the genus *Angiopteris* Hoffm. from Yunnan, China. In: Shing K H, Kramer K U eds. Proceedings of International Symposium on Systematic Pteridology. Beijing: China Science and Technology Press. 109–110.

Lin S J, Iwatsuki K, Kato M. 1996. Cytotaxonomic study of ferns from China I. Species of Yunnan. The Journal of Japanese Botany 71: 214–222.

Lin S J, Kato M, Iwatsuki K. 1990. Sporogenesis, reproductive mode, and cytotaxonomy of some species of *Sphenomeris*, *Lindsaea,* and *Tapeinidium* (Lindsaeacea). American Fern Journal 80: 97–109.

Lin S J, Kato M, Iwatsuki K. 1996. Electrophoretic evidence for the origins of tetraploids and hybrids of *Sphenomeris chinensis* sensu lato (Lindsaeaceae) in Japan. Journal of Plant Research 109: 201–209.

Lin S J, Zhang H R, Iwatsuki K, Lu H S. 2002. Cytotaxonomic study of ferns from China II. Species of Fujian. The Journal of Japanese Botany 77: 129–138.

Lin Y X, Sleep A. 1988. A cytogenetic study of two *Aspleniu*m from east Asia: *A. sarelii* and *A. pekinense* (Aspleniaceae: Pteridophyta). In: Shing K H, Kramer K U eds. Proceedings of International Symposium on Systematic Pteridology. Beijing: China Science and Technology Press. 111–118.

Liu X (刘星), Wang Y (王勇), Wang Q-F (王青锋), Guo Y-H (郭友好). 2002. Chromosome numbers of the Chinese *Isoetes* and their taxonomical significance. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 40: 351–356.

Lloyd R M. 1974. Mating systems and genetic load in pioneer and non-pioneer Hawaiian Pteridophyta. American Fern Journal 80: 97–109.

Löve A, Löve D, Pichi-Sermolli R E G. 1977. Cytotaxonomical Atlas of the Pteridophyta. Vaduz: A. R. Gantner Verlag.

Lovis J D. 1977. Evolutionary patterns and processes in ferns. Advances in Botanical Research 4: 229–451.

Lu J-M (卢金梅), Cheng X (成晓). 2003. Chromosome numbers of 10 species of *Cyrtomium* (Dryopteridaceae). Acta Botanica Yunnanica (云南植物研究) 25: 663–670.

Lu J-M (卢金梅), Li D-Z (李德铢), Wu D (吴丁). 2006. Chromosome numbers of four genera in the Dryopteridaceae. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 44: 516–522.

Lu S-G (陆树刚). 2004. Outline of Chinese pteridoflora. Advances in Plant Sciences (植物科学进展) 6: 29-42.

Ma Y L. 1985. Cytology and taxonomy in Woodsiaceae. Fern Gazette 13: 17–24.

Ma Y-L (马义伦). 1987. Studies on the Chinese Woodsiaceae (3)—Phylogeny and speciation. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 25: 299–306.

Manton I. 1950. Problems of cytology and evolution in the Pteridopyhta. Cambridge: Cambridge University Press.

Manton I. 1959. Cytological information on the ferns of West Tropical Africa. In: Alston A H G ed. The ferns and fern allies of West Tropical Africa. London: Grown Agents. 75–81.

Manton I, Sledge W A. 1954. Observations on the cytology and taxonomy of the pteridophyte flora of Ceylon. Philosophical Transactions of Royal Society of London. Series B, Biological Sciences 238: 127–185.

Marcon A B, Barros I C L, Guerra M. 2003. A karyotype comparison between two closely related species of *Acrostichum.* American Fern Journal 93: 116–125.

Marcon A B, Barros I C L, Guerra M. 2005. Variation in chromosome numbers, CMA bands and 45S rDNA sites in species of *Selaginella* (Pteridophyta). Annals of Botany 95: 271–276.

McGrath J M, Hickok L G. 1999. Multiple ribosomal RNA gene loci in the genome of the homosporous fern *Ceratopteris richardii.* Canadian Journal of Botany 77: 1199–1202.

Mehra P N, Verma S C. 1960. Cytotaxonomical observations on some west Himalaya Pteridaceae. Caryologia 13: 619–650.

Mitui K. 1975. Chromosome numbers of Japanese pteridophytes. Bulletin of Nippon Dental College of

General Education 4: 221–271.

Mitui K, Murakami N, Iwatsuki K. 1989. Chromosomes and systematics of *Asplenium* sect. *Hymenasplenium* (Aspleniaceae). American Journal of Botany 76: 1689–1697.

Mitsuta K. 1986. A preliminary report on reproductive type of *Cyrtomium* (Dryopteridaceae). Acta Phytotaxonomica et Geobotanica 37: 117–122.

Murakami N. 1995. Systematics and evolutionary biology of the fern genus *Hymenasplenium* (Aspleniaceae). Journal of Plant Research 108: 257–268.

Murakami N, Iwatsuki K. 1990. Origin and genetic variation of agamosporous ferns. Plant Species Biology 5: 177–182.

Nakato N. 1987. Notes on chromosomes of Japanese pteridophytes (1). The Journal of Japanese Botany 62: 261–267.

Nakato N, Kato M, Liu B D. 1995. A cytotaxonomic study of some ferns from Jiangsu and Zhejiang provinces, China. The Journal of Japanese Botany 70: 194–204.

Nakato N, Yamaoka K. 2003. Chromosome number and habitat of *Thelypteris flexilis* (Thelypteridaceae), an endangered species from Japan. The Journal of Japanese Botany 78: 191–197.

Ohta N, Takamiya M. 1999. Taxonomic studies of the *Diplazium mettenianum* complex (Woodsiaceae: Pteridophyta) in Japan: morphology, cytology and taxonomy of plants with normal-shaped spores. Journal of Plant Research 112: 67–86.

Riley R. 1960. The diploidization of polyploid wheat. Heredity 15: 407–429.

Roux J P. 1997. The morphology and cytology of a new *Polystichum* (Pteridophyta: Dryopteridaceae) hybrid from South Africa. Botanical Journal of the Linnean Society 124: 375–381.

Roy S K, Holttum R E. 1965. Cytological observation on ferns from South China. American Fern Journal 55: 154–158.

Roy S K, Manton I. 1965. A new base number in the genus *Lygodium*. New Phytologist 64: 286–292.

Roy S K, Sinha B M B, Sakya A R. 1971. Cytology of some ferns of Kathmandu valley. Fern Gazette 10: 193–199.

Rumsey F, Russell S, Schaefer H, Rasbach H. 2004. Distribution, ecology and cytology of *Asplenium azoricum* Lovis, Ras Bach & Reichstein (Aspleniaceae, Pteridophyta) and its hybrids. American Fern Journal 94: 113–125.

Sano R, Takamiya M, Kurita S, Ito M, Hasebe M. 2000. *Diplazium subsinuatum* and *D. tomitaroanum* should be moved to *Deparia* according to molecular, morphological characters. Journal of Plant Research 113: 157–163.

Schneller J, Holderegger R, Gugerli F, Eichenberger K, Lutz E. 1998. Patterns of genetic variation detected by RAPDs suggest a single origin with subsequent mutations and long-distance dispersal in the apomictic fern *Dryopteris remota* (Dryopteridaceae). American Journal of Botany 85: 1038–1042.

Soltis D E, Soltis P S. 1989. Polyploidy, breeding systems, and genetic differentiation in homosporous pteridophytes. In: Soltis D E, Soltis P S eds. Isozymes in Plant Biology. Portland: Diosorides Press. 241–258.

Stergianou K K, Fowler K. 1990. Chromosome numbers and taxonomic implications in the fern *Azolla* (Azollaceae). Plant Systematics and Evolution 173: 223–239.

Suzuki T, Iwatsuki K. 1990. Genetic variation in apogamous fern *Pteris cretica* L. in Japan. Heredity 65: 221–227.

Tagawa. 1940. *Polystichum* of Japan, Korea and Taiwan 1. Acta Phytotaxonomica et Geobotany 9: 119–138.

Takamiya M. 1996. Index to Chromosomes of Japanese Pteridophyta (1910–1996). Tokyo: Japan Pteridological Society.

Takamiya M, Ohta N. 2001. Cytological and reproductive studies of Japanese *Diplazium* (Woodsiaceae; Pteridophyta). III. The cytological complexity of species groups with simply pinnate to bipinnatifid leaves. Journal of Plant Research 114: 443–457.

Takamiya M, Ohta N, Takaoka C, Uki K. 2000. Cytological and reproductive studies of Japanese *Diplazium* (Woodsiaceae; Pteridophyta): II Polyploidy and hybridity in the species group with summer-green bi- to tripinnate leaves. Journal of Plant Research 113: 203–215.

Takamiya M, Osato K, Ono K. 1992. Karyomorphological studies on *Woodwardia* sensu lato of Japan. The Botanical Magazine (Tokyo) 105: 247–263.

Takamiya M, Takaoka C, Ohta N. 1999. Cytological and reproductive studies on Japanese *Diplazium* (Woodsiaceae; Pteridophyta): Apomictic reproduction in *Diplazium* with evergreen bi- to tripinnate leaves. Journal of Plant Research 112: 419–436.

Takei M. 1969. Karyological studies in Polypodiaceae I. Karyotypes of a few species of the genus

Lemmaphyllum and *Pyrrosia* in Japan. The Botanical Magazine (Tokyo) 82: 482–487.

Tatuno S, Kawakami S. 1969. Karyological studies on Aspleniaceae I. Karyotypes of three species in *Asplenium.* The Botanical Magazine (Tokyo) 82: 436–444.

Tatuno S, Yashida H. 1967. Karyologische Untersuchungen uber Osmundaceae I. Chromosomen der Gattung *Osmunda* aus Japan. The Botanical Magazine (Tokyo) 79: 244–252.

Tindale M D, Roy S K. 2002. A cytotaxonomic survey of the Pteridophyta of Australia. Australian Systematic Botany 15: 839–937.

Tsai J L, Shieh W C. 1983. A cytotaxonomic survey of the pteridophytes in Taiwan. Journal of Science and Engineering 20: 137–158.

Wagner W H. 1954. Reticulate evolution in the Appalachian *Asplenium.* Evolution 8: 103–118.

Wagner W H, Wagner F S. 1980. Polyploidy in pteridophytes. In: Lewis W H ed. Polyploidy, Biological Relevance. New York: Plenum Press. 199–214.

Walker T G. 1966. A cytotaxonomic survey of the pteridophytes of Jamaica. Transactions of Royal Society of Edinburgh 69: 87–132.

Walker T G. 1973. Evidence from cytology in the classification of ferns. Botanical Journal of the Linnean Society 67: 91–110.

Walker T G. 1979. The cytogenetics of ferns. In: Dyer A F ed. The Experimental Biology of Ferns. London: Academic Press. 87–132.

Wang J-Y (王景佑), Yao S-H (姚世鸿). 1997. Researching on the karyotype of *Alsophila spinulosa* (Hook.) Tryon of Guizhou. Journal of Guizhou Normal University (Natural Science) (贵州师范大学学报(自然科学版)) 15: 21–25.

Wang Z-R (王中仁). 1982. Four new species of Athyriaceae from Emei Shan, Sichuan. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 20: 236–240.

Wang Z-R (王中仁). 1984. The cytogenetical approach to the investigation of fern systematics and evolution. Chinese Bulletin of Botany (植物学通报) 2: 26–34.

Wang Z-R (王中仁). 1985. Three new cytotypes of *Dryopteris chrysocoma* complex. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 23: 344–351.

Wang Z-R (王中仁). 1986. The polymorphy of fronds and chromosome number of *Ophioglossum petiolatum* Hook. Acta Botanica Sinica (植物学报) 28: 472–476.

Wang Z-R (王中仁). 1987. Cytotaxonomic observations on *Mecodium paniculiflorum* (Presl) Copel. and *M. osmundoides* (V. D. B.) Ching. Acta Botanica Sinica (植物学报) 29: 145–148.

Wang Z-R (王中仁). 1989a. A preliminary study on cytology of Chinese Pteris. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 27: 421–438.

Wang Z R. 1989b. A preliminary report on the cytology of some species of *Asplenium* from China. In: Shing K H, Kramer K U eds. Proceedings of International Symposium on Systematic Pteridology. Beijing: China Science and Technology Press. 133–134.

Wang Z-R (王中仁). 1997. A subdivision of the family Athyriaceae Alson. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 35: 32–36.

Wang Z-R (王中仁), Sun C-S (孙敬三). 1982. Chromosome counts in some Chinese ferns. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 20: 59–62.

Wang Z-R, Wang K-Q, Zhang F. 2003. A biosystematic study on *Asplenium sarelii* complex. Acta Botanica Sinica 45: 1–14.

Wang Z-R (王中仁), Xia Q (夏群). 1984. Cytological observations on some species of *Dryopteris* and *Polystichum* from China. Acta Botanica Sinica (植物学报) 26: 24–27.

Wang Z-R (王中仁), Xia Q (夏群), Zhang Z-X (张志宪). 1984. Cytological observations on 25 species of Chinese ferns. Acta Botanica Sinica (植物学报) 26: 595–604.

Wang Z-R (王中仁), Zhang Z-X (张志宪). 1981. Cytological observation on some Chinese ferns. Acta Botanica Sinica (植物学报) 23: 26–34.

Watano Y, Iwatsuki K. 1988. Genetic variation in “Japanese apogamous form” of the *Asplenium unilaterale* Lam. The Botanical Magazine (Tokyo) 101: 213–222.

Weng R-F (翁若芬). 1985a. Observations on chromosomes of some Chinese ferns. Journal of Wuhan Botanical Research (武汉植物研究) 3: 367–370.

Weng R-F (翁若芬). 1985b. Chromosome numbers of seven Chinese ferns. Investigatio et Studium Naturae

(考察与研究) 5: 161–166.

Weng R F. 1989a. Cytological observation on nine species of *Dryopteris* in China. In: Zhang X-C, Shing K H eds. Ching Memorial Volume. Beijing: China Forestry Publishing House. 1–19.

Weng R F. 1989b. Cytological observation on *Dryopteris* from East China. In: Shing K H, Kramer K U eds. Proceedings of International Symposium on Systematic Pteridology. Beijing: China Science and Technology Press. 141–144.

Weng R-F (翁若芬). 1990. Cytological observations of some Chinese fern. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 28: 27–33.

Weng R-F (翁若芬), Chiu S-P (裘树平). 1988. Chromosome counts of ferns from Zhejiang. Investigatio et Studium Naturae (考察与研究) 8: 43–52.

Windham M D, Yatskievych G. 2003. Chromosome studies of cheilanthoid ferns (Pteridaceae: Cheilanthoideae) from the western United States and Mexico. American Journal of Botany 90: 1788–1800.

Wu Z-H (吴兆洪). 1984. A survey of cytology in Pteridophyta. Guihaia (广西植物) 4: 1–8.

Xiang J-Y (向建英), Cheng X (成晓), Wu S-G (武素功). 2006. Chromosome numbers of 13 species in the genus *Dryopteris* (Dryopteridaceae) from Yunnan, China. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 44: 304–319.